Bijdragen tot de Dierkunde, 55 (1): 181-189 — 1985

UNTERSUCHUNGEN ZUR FEINSTRUKTURELLEN ORGANISATION UND FUNKTION DER COXALORGANE UND ANALORGANE BEI CHILOPODA

von

JÖRG ROSENBERG

Wingertstraße 4, D-5030 Hürth, B.R. Deutschland

ABSTRACT

Topography and fine structural organization of coxal organs and anal organs are compared in pleurostigmophorous chilopods. Each of the coxal or anal pores leads into a cuticle-lined pore channel, the bottom of which is surrounded by a single-layered epithelium. The epithelium is composed of different cell types, except for the larval anal organs of *Lithobius forficatus*. The main epithelial cells show a fine structure like transport-active cells with enlargements of the cell surfaces, plasmalemma-mitochondrial complexes and a widened subcuticle. The main epithelium is surrounded by junctional cells, exocrine glands, and the cells of the pore channel. A distinct mucous layer, containing mucopolysaccharides, covers the specialized cuticle of the transporting epithelium, and is secreted by the exocrine glands. The entire epithelium is separated from the hemolymph by an inner cellular sheath.

In *Lithobius forficatus* the coxal organs transport Na^+ ions into the hemolymph, resulting in an increase of the Na^+ ion concentration.

On the other hand, the coxal organs of *L. forficatus* are also capable of absorbing water vapour from the atmosphere. An analogous function is assumed for the similarly structured coxal organs and anal organs of other chilopods.

EINLEITUNG

Bei pleurostigmophoren Chilopoden sind Coxal- und Analporen im Bereich der hinteren Rumpfsegmente und der Genitalsegmente schon seit längerer Zeit bekannt. Die Poren werden als Ausmündungen von Drüsen unterschiedlicher Funktion angesehen (Attems, 1926-1930; Herbst, 1891; Kessel & Shih, 1976; Latzel, 1880; Littlewood, 1983; Tömösváry, 1883-1884; Verhoeff, 1892, 1905, 1902-1925; Vogt & Yung, 1894; Willem, 1897).

Morphologische und vergleichende Untersuchungen machen deutlich, daß die allgemeine Organisation der Porenepithelien von Coxal- und Analporen weitgehend Übereinstimmen. Der feinstrukturelle Aufbau der Porenepithelien schließt ihre Funktion als Drüsen aus (Rosenberg, 1982, 1983a, b, 1984). Daher wird vorgeschlagen, die Epithelien der Coxalporen und der Analporen bei pleurostigmophoren Chilopoden als Coxal- bzw. Analorgane zu bezeichnen.

Die Epithelien der Coxal- bzw. Analorgane zeigen große morphologische Übereinstimmungen mit denen des Analsacks von Zygentoma (Noirot & Noirot-Thimothée, 1971). Die Tiere sind in der Lage, der Atmosphäre aktiv Wasserdampf zu entziehen (Küppers & Thurm, 1980; Noble-Nesbitt, 1970). Mit Hilfe von Ionenmessungen (Rosenberg & Bär, 1981) und Tracer-Versuchen (Rosenberg & Bajorat, 1983, 1984) wird nachgewiesen, daß auch über die Coxalorgane der Chilopoden eine Wasserdampfaufnahme möglich ist.

TOPOGRAPHIE VON COXAL- UND ANALPOREN

Bei epimorphen Chilopoden (Geophilomorpha, Scolopendromorpha) sind Coxalporen auf den Coxen des letzten Rumpfsegmentes in unterschiedlicher Anordnung und Anzahl anzutreffen (Rosenberg, 1982, 1983b; Rosenberg & Seifert, 1977).

Zahlreiche Vertreter der Geophilomorpha (Mecistocephalidae, Geophilidae (Rosenberg, 1982: Abb. 4 und 5)) (Eason, 1964) haben auf dem 2. Genitalsegment paarige Analporen ausgebildet (Rosenberg, in Vorbereitung).

Die anamorphen Larvenstadien von *Lithobius*

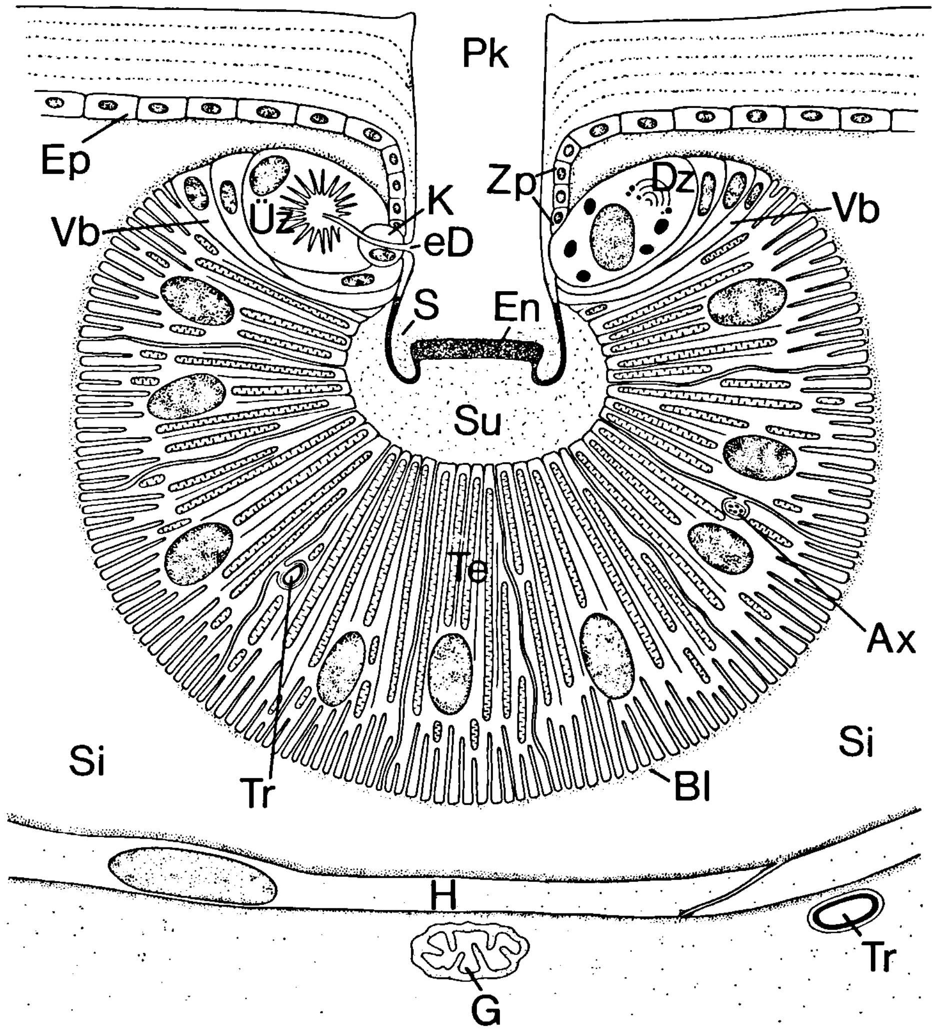


Abb. 1. Allgemeine Organisation der Coxal- bzw. Analorgane nach elektronenmikroskopischen Befunden (nach Rosenberg, 1983b). Ax, neurosekretführendes Axon; Bl, Basallamina; exokrine Drüse mit Drüsenzelle (Dz), Übergangszelle (Üz) und Kanalzelle (K); eD, Ausmündung einer exokrinen Drüse; En, Endokutikula; Ep, Epidermiszellen; G, Hämolymphgefäß; H, Hüllepithel; Pk, Porenkanal; S, Schleimschicht; Si, sub-epithelialer Sinus; Su, Subkutikula; Te, Transport-Epithel; Tr, Tracheole; Vb, Verbindungszellen; Zp, Zellen des Porenkanals.

forficatus (Linnaeus) (anamorphe Chilopoda) besitzen keine Coxalporen. Stattdessen tragen sie jeweils auf dem Analsegment eine unpaare ovale Analpore. Sie führt in eine weite Porenhöhle, die von den Epithelien des paarigen larvalen Analorgans umstanden wird. Im ersten epimorphen Larvenstadium werden die Analporen zurückgebildet, ihre Epithelien sind funktionslos (Rosenberg, 1984). Coxalorgane sind erst ab dem ersten epimorphen Larvenstadium und bei den adulten Tieren auf der Ventralseite der Coxen der letzten vier Rumpfsegmente ausgebildet (Rosenberg, 1983a).

ALLGEMEINE ORGANISATION DER COXAL- UND ANALORGANE

Von jeder Pore führt ein kutikulärer Porenkanal tief ins Körperinnere. Er wird von dem einschichtigen Epithel der Coxal- bzw. Analorgane umstanden, das aus vier unterschiedlichen Zelltypen aufgebaut wird (Abb. 1). Das mächtige

Hauptepithel besteht aus hochprismatischen Zellen, die im lichtmikroskopischen Bild eine charakteristische Streifung erkennen lassen. Das Hauptepithel wird kragenförmig von schmalen Verbindungszellen, exokrinen Drüsen und den Zellen des Porenkanals umstanden. Coxal- bzw. Analorgane werden von einem schmalen Hüllepithel gegen die Hämolymphe abgegrenzt. Die Hüllzellen umschließen einen mehr oder weniger weiten subepithelialen Sinus (Ausnahme: Coxalorgane von *Haplophilus subterraneus* (Shaw) (Rosenberg, 1982)). Die umhüllenden Epithelien werden von Hämolymphgefäßen unterlagert; Tracheen, Tracheolen und Nervenbündel durchbrechen die Hüllschicht und dringen tief zwischen die Zellen des Hauptepithels ein. Zahlreiche Axone enthalten neurosekretorische Grana.

Die stärksten Abweichungen vom Grundbauplan sind bei den larvalen Analorganen von *Lithobius forficatus* zu beobachten. Hier stoßen die Zellen des Hauptepithels direkt an die des Porenkanals; Übergangszellen sind nicht ausgebildet. Exokrine Drüsen sind nicht in das Epithel der Analorgane integriert, sondern liegen den Organen auf und münden in den gemeinsamen Porenraum. Ein subepitheliales Hüllepithel ist nicht ausgebildet (Rosenberg, 1984).

FEINSTRUKTURELLE ORGANISATION DER COXAL- UND ANALORGANE

Coxalorgane und Analorgane unterscheiden sich nur durch ihre unterschiedliche Lage, nicht aber durch die feinstrukturelle Organisation. Gemeinsames Kennzeichen aller Coxal- und Analorgane ist ein einschichtiges Hauptepithel (Abb. 2). Seine hochprismatischen Zellen können bis zu 50 µm Höhe erreichen, benachbarte Zellen sind durch unterschiedlich weite Interzellularspalten voneinander getrennt; schmale Desmosomen sind in der apikalen Region ausgebildet.

Das Hauptepithel scheidet eine mehrschichtige Kutikula ab. Sie unterscheidet sich deutlich von der schmalen Kutikula des Porenkanals. Unter einer schmalen Epikutikula schließt sich eine breite Endokutikula an, die sich bei den Coxalorganen der Lithobiomorpha und Scolopendromorpha sowie den larvalen Analorganen von *Lithobius forficatus* in den Porenkanal vorwölbt. Die Endokutikula zeigt bei den Geophilomorpha eine deutliche Lamellierung, bei den Scolopendromorpha erscheint sie vertikal gestreift. Die Endokutikula wird von einer zweischichtigen Subkutikula unterlagert. Ihre äußere Schicht ist bei den Geophilomorpha wabenartig gefeldert, bei den Lithobiomorpha und Scolopendromorpha enthält sie Einlagerungen elektronenoptisch dichten Materials. Die innere, subkutikuläre Schicht reicht tief zwischen die Einfaltungen der apikalen Zellmembran. Innerhalb der Subkutikula lassen sich bei den Coxal- (Rosenberg, 1983b) und den Analorganen histochemisch Mucopolysaccharide und Chloride nachweisen (Rosenberg, in Vorbereitung). Eine Subkutikula konnte bisher nicht bei den Coxalorganen von *Haplophilus subterraneus* nachgewiesen werden (Rosenberg & Seifert, 1977).

Einfaltungen der apikalen und basalen Zellmembran lassen die Zellen des Hauptepithels als typische transport-aktive Zellen erscheinen. Tiefe Membran-Einfaltungen des Zellapex bilden einen apikalen Komplex, dessen Membranen fast die gesamte Zelle durchziehen. Die basale Zellmembran ist zu einem basalen Labyrinth von geringer Ausdehnung differenziert.

Bei allen Coxal- und Analorganen lassen die Einfaltungen des apikalen Komplexes eine regionale Gliederung erkennen. Direkt unterhalb des Zellapex bilden die Membraneinfaltungen in einer Transitionszone ein reich verzweigtes System von unregelmäßig geformten Mikroleisten. Sie sind über schmale Zellfortsätze untereinander verzahnt. Bündel von Mikrotubuli durchziehen das Cytoplasma in Längsrichtung und versteifen die Mikroleisten zusätzlich. Die weiten extrazellulären Räume zwischen den Einfaltungen sind vom Material der Subkutikula angefüllt (Abb. 2).

Der übrige apikale Komplex ist gekennzeichnet durch schmale extrazelluläre Spalten zwischen den tiefen Einfaltungen der apikalen Zell-

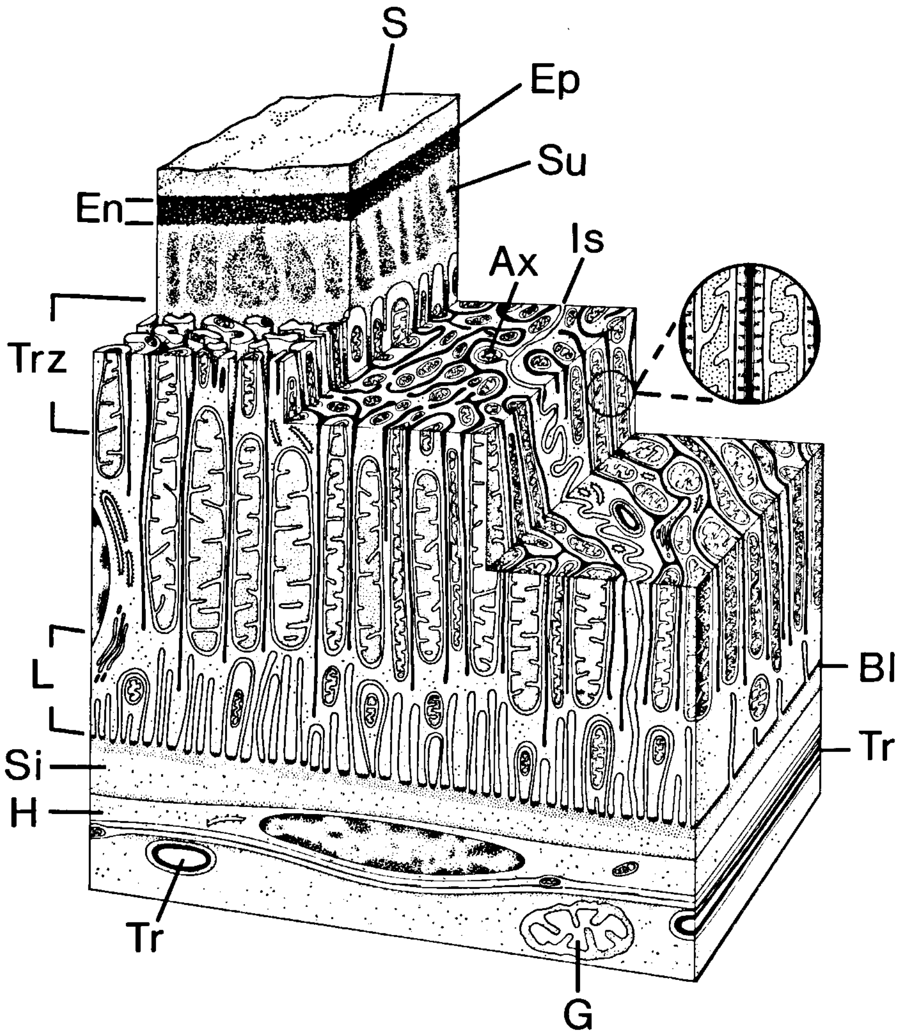


Abb. 2. Schematische Darstellung von Zellen des Transport-Epithels der Coxal- bzw. Analorgane (nach Rosenberg, 1983a). Ax, neurosekretführendes Axon; Bl, Basallamina; En, Endokutikula; Ep, Epikutikula; G, Hämolymphgefäß; H, Hüllepithel; Is, Interzellarspalt; L, basales Labyrinth; S, Schleimschicht; Si, subepithelialer Sinus; Su, Subkutikula; Tr, Tracheole; Trz, Transitionszone. Ausschnitt: Plasmalemm-Mitochondrien Komplex.

membran. Der 8-10 nm breite Spalt ist vollständig von elektronenoptisch dichtem Material angefüllt. Cytoplasmaseitig sind den Membranen zahlreiche Partikel aufgelagert. Parallel zu den Plasmalemmata verlaufen im Cytoplasma langgestreckte, voluminöse Mitochondrien, der Abstand zwischen beiden beträgt selten mehr als 20 nm. Solche morphologisch auffälligen Beziehungen werden von Oschman & Wall (1969) als „Plasmalemm-Mitochondrien Komplexe" bezeichnet; sie füllen nahezu 80% aller Zellen der Transport-Epithelien der Coxal- und Analorgane aus (Abb. 2).

Im basalen Bereich der Transportepithel-Zellen liegen der ovoide Zellkern sowie größere Bereiche granulären ER und mehrere Golgi-Komplexe.

Im Gegensatz zum apikalen Komplex erreicht das basale Labyrinth nur eine geringe Ausdehnung. Sein Cytoplasma enthält wenige Organellen, und Plasmalemm-Mitochondrien Komplexe sind nicht ausgebildet (Abb. 2).

Das Hauptepithel der Coxal- und Analorgane wird kragenartig von wenigen Verbindungszellen, zusammengesetzten exokrinen Drüsen und den Zellen des Porenkanals umstanden (Abb. 1).

Das Cytoplasma der schmalen, wenig differenzierten Verbindungszellen enthält neben dem länglich ovalen Zellkern einzelne Mitochondrien, ER-Zisternen, Golgi-Komplexe und zahlreiche längsverlaufende Mikrotubuli. Apikal scheiden die Zellen eine schmale Kutikula ab, die die Subkutikula des Transport-Epithels begrenzt.

Mit Ausnahme der larvalen Analorgane von *Lithobius forficatus* sind die exokrinen Drüsen vollständig in das Epithel der Coxal- bzw. Analorgane integriert. Die Drüsen zählen zur Klasse 3 des von Noirot & Quennedy (1974) aufgestellten Schemas. Produktion und Ausleitung des Sekrets werden von verschiedenen Zellen übernommen. In den Drüsenzellen werden Sekretstoffe produziert, die von Übergangszellen mit auffällig gestaltetem Endapparat und Kanalzellen in den Porenkanal der Coxal- bzw. Analorgane abgegeben werden. Das Sekret bedeckt als z.T. mächtige Schleimschicht fast ausschließlich die spezialisierte Kutikula des Transport-Epithels.

Bei *Lithobius forficatus* kann mucöses Material über den Rand des flachen Porenkanals gelangen. In den Schleimschichten lassen sich histochemisch Mucopolysaccharide nachweisen (Rosenberg, 1983b).

TRANSPORT VON IONEN ÜBER DIE COXALORGANE

Die feinstrukturelle Organisation der Coxal- und Analorgane spricht für einen Transport von Ionen und Flüssigkeiten (Berridge & Oschman, 1972). Um diese Transport-Phänomene bei *Lithobius forficatus* nachzuweisen, erhalten die Tiere unter CO_2-Narkose NaCl-Lösung (200 mMol) auf die Porenfelder aufgetropft. Die Lösung wird innerhalb kurzer Zeit über die Poren aufgesogen. Vor und nach Applikation der Salzlösung wird den Tieren Hämolymphe direkt aus dem Hämocoel entnommen.

Es zeigt sich, daß über das Porenepithel Na^+-Ionen transportiert werden; die aufgetropfte NaCl-Lösung ruft in der Hämolymphe einen spezifischen Anstieg der Na^+-Ionenkonzentration hervor (171,95 ± 8,7 mMol Normalkonzentration gegenüber 181,89 ± 6,6 mMol nach Applikation von NaCl-Lösung; $P < 0.01$).

Kontrolltiere zeigen bei gleicher Behandlung, jedoch ohne Zugabe von Salzlösungen, keine Veränderung der Kationen-Konzentration (Abb. 3) (Rosenberg & Bär, 1981).

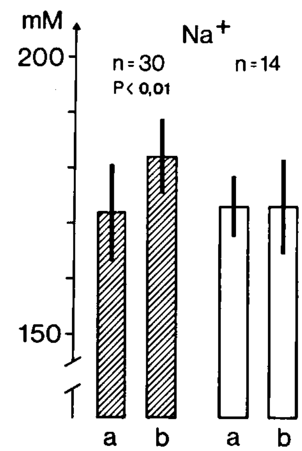


Abb. 3. Ionentransport über die Coxalorgane von *Lithobius forficatus*. Schraffierte Balken: Veränderung der Ionenkonzentration in der Hämolymphe vor (a) und nach (b) Aufbringen von NaCl-Lösung (200 mMol) auf die Porenfelder. Offene Balken: Kontrolltiere zeigen bei gleicher Behandlung ohne Zugabe von Salzlösungen keine Veränderung der Ionen-Konzentration. Aufgetragen sind die Mittelwerte ± S.D.

EINFLUSS DER COXALORGANE AUF DIE AUFNAHME VON WASSERDAMPF

Um bei *Lithobius forficatus* eine mögliche Aufnahme von Wasserdampf zu ermitteln, werden die Tiere in eine mit Tritium-Wasserdampf gesättigte Atmosphäre verbracht. Den Versuchstieren werden jeweils der Mund, der After bzw. die Porenfelder mit Silikonöl verschlossen. Po-

renfelder und Mundöffnung sowie Porenfelder und Afteröffnung werden in gleicher Weise blockiert. Kontrolltiere bleiben unbehandelt. Nach 60 Minuten Inkubationszeit wird den Tieren Hämolymphe direkt aus dem Hämocoel entnommen und ihre Radioaktivität gemessen.

Gegenüber den Normaltieren führt der Mundverschluß zu keiner Verminderung der Wasserdampfaufnahme. Ein Verschluß des Afters verringert die Aufnahmerate von ^3H_2O gegenüber unbehandelten Tieren um ca. 25%. Verschluß der Porenfelder führt dagegen zu einer drastischen Verminderung der Wasserdampf-Aufnahme um mehr als 40%. Gleichzeitiger Verschluß von Mund und Porenfelder (Verminderung der Wasserdampf-Aufnahme um mehr als 35%) und After und Porenfelder (Verminderung der Wasserdampf-Aufnahme um ca. 50%) weisen die Coxalorgane von *Lithobius forficatus* als wichtigste Orte einer Wasserdampf-Absorption aus (Rosenberg & Bajorat, 1983; 1984) (Abb. 4).

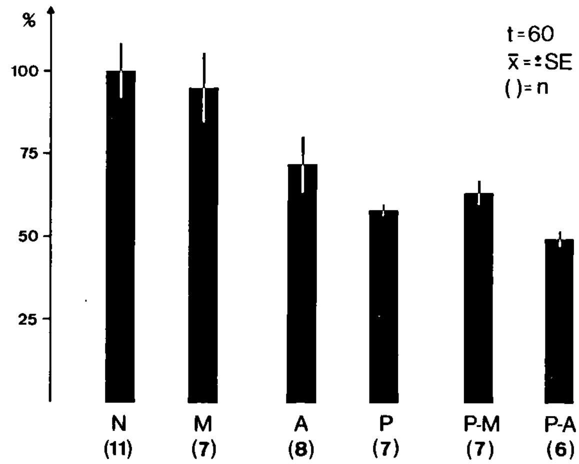


Abb. 4. Aufnahme von Tritium-haltigem Wasserdampf über die Coxalorgane von *Lithobius forficatus* innerhalb einer Stunde. Relative Aufnahmeraten bezogen auf unbehandelte Kontrolltiere (N) = 100%. Aufgetragen sind die Mittelwerte ± S.E. (nach Rosenberg & Bajorat, 1984). A, Verschluß des Afters; M, Verschluß der Mundöffnung; P, Verschluß der Coxalporen; P-A, Verschluß der Coxalporen und des Afters; P-M, Verschluß der Coxalporen und der Mundöffnung; (n) Anzahl der Tiere.

DISKUSSION

Die vergleichenden Untersuchungen an Coxalorganen und Analorganen verschiedener Chilopoden zeigen, daß diese Organe in Organisation und Feinstruktur weitgehend übereinstimmen. Immer ist der mehr oder weniger tief eingesenkte Porenkanal von einem einschichtigen Epithel umgeben. Am Aufbau der Organe sind vier verschiedene Zelltypen beteiligt: hohe Zellen des Transport-Epithels mit charakteristischen Einfaltungen der apikalen und basalen Zellmembranen und einer spezialisierten Kutikula; schlanke Verbindungszellen; exokrine Drüsen und wenig differenzierte Zellen des Porenkanals. Eine subepitheliale Zellhülle bildet mit den Epithelien der Anal- bzw. Coxalorganen eine funktionelle Einheit und grenzt diese Organe gegen die Hämolymphe ab.

Nur die larvalen Analorgane von *Lithobius forficatus* zeigen Abweichungen von diesem Grundbauplan. Dies steht möglicherweise mit der begrenzten Dauer des anamorphen Larvenstadiums in Verbindung. In dem ersten epimorphen Larvenstadium sind die Analorgane zurückgebildet. Ihre Funktion wird vollständig von den neu gebildeten Coxalorganen übernommen (Rosenberg, 1984).

Charakteristisch für alle Coxal- und Analorgane ist das mächtige Transport-Epithel, welches bei allen bisher untersuchten Chilopoden nahezu identische feinstrukturelle Organisation aufweist. Die Feinstruktur läßt auf eine Aufnahme von Flüssigkeiten schließen, die mit einem aktiven Ionentransport gekoppelt ist (Berridge & Oschman, 1972). Die strukturelle Basis für diese Funktion bilden die extrem tiefen Einfaltungen des ausgedehnten apikalen Komplexes, die Plasmalemm-Mitochondrien Komplexe und das basale Labyrinth. Nach Oschman & Wall (1969) bilden die Plasmalemm-Mitochondrien Komplexe eine funktionsmorphologische Einheit für einen effektiven Ionen- und Flüssigkeitstransport.

Bei *Lithobius forficatus* wird eine solche Funktion nicht nur auf Grund der feinstrukturellen Organisation erschlossen. Über das Porenepithel der Coxalorgane läuft ein Ionentransport

ab, der in der Hämolymphe einen Anstieg der Na^+-Ionenkonzentration hervorruft (Rosenberg & Bär, 1981). Es wird angenommen, daß Ionen und Flüssigkeiten nach dem Modell des „standing gradient" (Diamond & Bossert, 1967) entlang der Plasmalemm-Mitochondrien Komplexe transportiert werden, wobei der osmotische Gradient entlang der weiten extrazellulären Räume im Bereich der Transitionszone bis hin zu den schmalen extrazellulären Spalten kontinuierlich ansteigen kann.

Vergleichbare Organe mit ausgeprägten Transport-Epithelien sind vor allem bei terrestrischen Arthropoden bekannt: ausstülpbare Vesikel am Ventraltubus von Collembola (Eisenbeis, 1974; Verhoef et al., 1983) sowie ausstülpbare Coxalvesikel bei Machilida (Bitsch & Palévody, 1973), bei Thysanura (Houlihan, 1976) und bei Diplura (Eisenbeis, 1976). Es wird angenommen, daß sie im Dienst der Osmoregulation stehen (Noble-Nesbitt, 1963; Houlihan, 1976). Ungewöhnlich bleibt dagegen bei Chilopoden die Lage der Coxal- und Analorgane sowie die Tatsache, daß diese Organe nicht ausstülpbar sind. Dadurch ist es für diese Tiere kaum möglich, Ionen und kapillar gebundenes Wasser über die Coxal- bzw. Analorgane direkt vom Untergrund aufzunehmen, obwohl das Transport-Epithel durchaus in der Lage ist, Ionen zu transportieren (Rosenberg & Bär, 1981).

Im Gegensatz zu den bisher bekannten Transport-Epithelien terrestrischer Arthropoden weisen die Coxal- und Analorgane eine Besonderheit auf: die spezialisierte Kutikula der Transport-Epithelien ist von einer mächtigen Schleimschicht überzogen, die in besonderen exokrinen Drüsen produziert wird. Wie bei *Cryptops hortensis* (Leach) (Rosenberg, 1983b) ist dieser Schleim auch bei den Coxal- und Analorganen der übrigen Chilopoden reich an Mucopolysacchariden (Rosenberg, in Vorbereitung). Es wird angenommen, daß die Sekrete hygroskopische Eigenschaften besitzen ähnlich der Schleimschicht, die den Hypopharynx von Psocoptera und Mallophaga überzieht (Rudolf, 1982, 1983).

Die Transportepithelien der Coxal- und Analorgane zeigen große morphologische Übereinstimmungen mit der feinstrukturellen Organisation des Analsacks der Zygentoma (Noirot & Noirot-Thimothée, 1971; Küppers & Thurm, 1980). Sie betreffen vor allem die Subkutikula, die extrem tiefen Einfaltungen des apikalen Komplexes und die ausgedehnten Plasmalemm-Mitochondrien Komplexe. Der Analsack ist an der Absorption von Wasserdampf aus der Umgebung beteiligt (Noble-Nesbitt, 1970, 1977; Küppers & Thurm, 1980).

Auch bei den Chilopoden sprechen die funktionsmorphologischen Befunde (eine an Mucopolysacchariden reiche Schleimschicht und Subkutikula, Einfaltungen der apikalen und basalen Zellmembranen und Plasmalemm-Mitochondrien Komplexe) für eine Sorption von Wasserdampf und seine Weiterleitung über die absorptiven Epithelien der Coxal- und Analorgane.

Diese Hypothese findet auch durch die Absorption von tritiiertem Wasserdampf über die Coxalorgane von *Lithobius forficatus* Unterstützung. Die experimentellen Befunde lassen diese Organe als den wichtigsten Ort einer Wasserdampf-Absorption erscheinen. Obwohl die Öffnungen der Coxalporen nur maximal 2% der Körperoberfläche ausmachen, wird über sie nahezu 50% der gesamten Menge an Wasserdampf aufgenommen (Rosenberg & Bajorat, 1983, 1984).

Offensichtlich erfolgt eine Kondensation von Wasserdampf an hygroskopischen Substanzen innerhalb der Schleimschicht und der Subkutikula. Das in der flüssigen Phase vorliegende Wasser wird in einem anschließenden Schritt über die funktionsmorphologisch wichtigen Strukturen des Transport-Epithels weitergeleitet.

Es läßt sich schlußfolgern, daß die nahezu identisch aufgebauten Absorptionsepithelien der Coxal- bzw. Analorgane aller übrigen pleurostigmophoren Chilopoden eine ähnliche Funktion erfüllen. Die früher angenommene osmoregulatorische Rolle der Coxalorgane (Rosenberg & Seifert, 1977; Rosenberg & Bär, 1981) tritt damit stärker in den Hintergrund.

Bei terrestrischen Arthropoden werden bis-

her zwei Bereiche für eine aktive Aufnahme von Wasserdampf verantwortlich gemacht. Einerseits erfolgt bei einigen Milben (z.B. Rudolf & Knülle, 1978) und bei Psocoptera und Mallophaga (Rudolf, 1982, 1983) eine Kondensation von Wasserdampf an hygroskopischen Substanzen im Bereich der Mundhöhle. Andererseits kann über das Transport-Epithel des Enddarms bei den Zygentoma (Küppers & Thurm, 1980; Noble-Nesbitt, 1970) Wasserdampf absorbiert werden. Die Coxal- und Analorgane der Chilopoden stellen einen weiteren Organ-Typ dar, der für eine Aufnahme von Wasserdampf verantwortlich gemacht werden kann.

DANKSAGUNG

Herrn Jochen Jacobi möchte ich danken für die sorgfältige Erstellung der schematischen Darstellungen.

LITERATUR

Attems, C., 1926-1930. Chilopoda. Handb. Zool., Berl., **4**: 239-402.

Berridge, M. J. & J. L. Oschman, 1972. Transporting epithelia: 1-89 (Academic Press, New York).

Bitsch, J. & C. Palévody, 1973. L'épithélium absorbant des vésicules coxales des Machilides (Insecta, Thysanura). Z. Zellforsch. mikrosk. Anat., **143**: 169-182.

Demange, J.-M., 1981. Les Mille-Pattes: 1-284, pls. 1-8 (Boubée, Paris).

Diamond, J. M. & W. H. Bossert, 1967. Standing-gradient osmotic flow. A mechanism for coupling of water and solute transport in epithelia. J. gen. Physiol., **50**: 2061-2083.

Eason, E. H., 1964. Centipedes of the British Isles: i-x, 1-294, pls. 1-5 (F. Warner & Co. Ltd., London).

———, 1982. A review of the north-west European species of Lithobiomorpha with a revised key to their identification. Zool. J. Linn. Soc., **74**: 9-33.

Eisenbeis, G., 1974. Licht- und elektronenmikroskopische Untersuchungen zur Ultrastruktur des Transportepithels am Ventraltubus arthropleoner Collembolen (Insecta). Cytobiologie, **9**: 180-202.

———, 1976. Zur Feinstruktur und Histochemie des Transportepithels abdominaler Koxalblasen der Doppelschwanz-Art Campodea staphylinus (Diplura: Campodeidae). Ent. Germ., **3**: 185-201.

Herbst, C., 1891. Beiträge zur Kenntnis der Chilopoden (Drüsen, Coxalorgan, Gefäßsystem und Eingeweidenervensystem). Biblthca. Zool., Stuttgart, **3**: 1-43.

Houlihan, D. F., 1976. Water transport by the eversible abdominal vesicles of Petrobius brevistylis. J. Insect Physiol., **22**: 1683-1695.

Kessel, R. G. & C. Y. Shih, 1976. Scanning electron microscopy in biology: 1-345 (Springer, Berlin, Heidelberg, New York).

Küppers, J. & U. Thurm, 1980. Water transport by electroosmosis. In: M. Locke & D. S. Smith eds., Insect biology in future: 125-144 (Academic Press, London).

Latzel, R., 1880. Die Myriapoden der Österreichisch-Ungarischen Monarchie I: Die Chilopoden: i-xv, 1-228, Taf. I-X (Hölder, Wien).

Littlewood, P. M. H., 1983. Fine structure and formation of the coxal glands of Lithobiomorph centipedes: Lithobius forficatus L. and Lithobius crassipes Koch (Chilopoda: Lithobiomorpha). J. Morphol., **177**: 157-180.

Noble-Nesbitt, J., 1963. A site of water and ionic exchange with the medium in Podura aquatica L. (Collembola, Isotomida). J. Insect Biol., **40**: 701-711.

———, 1970. Water balance in the firebrat, Thermobia domestica (Packard). The site of uptake of water from the atmosphere. J. exp. Biol., **52**: 193-200.

———, 1977. Active transport of water vapour. In: B. L. Gupta, R. B. Moreton, J. L. Oschman & B. J. Wall eds., Transport of ions and water in animals: 571-597 (Academic press, London).

Noirot, C. & C. Noirot Thimothée, 1971. Ultrastructure du proctodéum chez le Thysanure Lepismodes inquilinus Newman (= Thermobia domestica Packard). Le sac anal. J. Ultrastruct. Res., **37**: 335-350.

Noirot, C. & A. Quennedy, 1974. Fine structure of insect epidermal glands. Ann. Rev. Ent., **19**: 61-80.

Oschman, C. L. & B. J. Wall, 1969. The structure of the rectal pads of Periplaneta americana L. with regard to the fluid transport. J. Morph., **127**: 475-510.

Rosenberg, J., 1982. Coxal organs in Geophilomorpha (Chilopoda). Organization and fine structure of the transporting epithelium. Zoomorphology, **100**: 107-120.

———, 1983a. Coxal organs of Lithobius forficatus (Myriapoda, Chilopoda). Fine-structural investigation with special reference to the transport epithelium. Cell Tiss. Res., **230**: 421-430.

———, 1983b. Coxal organs in Scolopendromorpha (Chilopoda): Topography, organization, fine structure and signification in centipedes. Zool. Jb., (Anat.) **110**: 383-393.

———, 1984. Ultrastructure of the anal organs in the larval stages of Lithobius forficatus L. (Chilopoda: Lithobiomorpha). Int. J. Insect Morph. Embryol., **13**: 29-35.

Rosenberg, J. & E. Bär, 1981. Coxalorgane bei Chilopoden: Feinstruktur und Ionen-Transport. Verh. dt. zool. Ges., **74**: 263.

Rosenberg, J. & K. H. Bajorat, 1983. Feinstruktur

der Coxalorgane bei Lithobius forficatus und ihre Beteiligung an der Aufnahme von Wasserdampf aus der Atmosphäre. Verh. dt. Zool. Ges., **76**: 316.

—— & ——, 1984. Einfluß der Coxalorgane von Lithobius forficatus L. (Chilopoda) auf die Sorption von Wasserdampf. Zool. Jb., (Physiol.) **88**: 337-344.

ROSENBERG, J. & G. SEIFERT, 1977. The coxal glands of Geophilomorpha (Chilopoda): Organs of osmoregulation. Cell Tiss. Res., **182**: 247-251.

RUDOLF, D., 1982. Site, process and mechanism of active uptake of water vapour from the atmosphere in the Psocoptera. J. Insect Physiol., **28**: 205-212.

——, 1983. The water-vapour uptake of the Phthiraptera. J. Insect Physiol., **29**: 15-25.

RUDOLF, D. & W. KNÜLLE, 1978. Uptake of water vapour from the air: Site, process and mechanism in ticks. In: K. SCHMIDT-NIELSEN, L. BOLIS & S. H. P. MADRELL eds., Comparative physiology: Water, ions and fluid mechanisms: 97-113 (Cambridge University Press, Cambridge).

TÖMÖSVÁRY, E., 1883-1884. Über den Bau der Spinndrüsen der Geophiliden. Math. naturw. Ber. Ung., **2**: 441-447.

VERHOEF, H. A., J. WITTEVEEN, H. A. VAN DER WOUDE & E. N. G. JOOSSE, 1983. Morphology and function of the ventral groove of Collembola. Pedobiologia, **25**: 3-9.

VERHOEFF, C. [= K. W.], 1892. Zur Kenntnis der Analpleurendrüsen bei Scolopendriden. Berl. ent. Z., **38**: 203-208.

——, 1905. Über die Entwicklungsstufen der Steinläufer, Lithobiiden, und Beiträge zur Kenntnis der Chilopoden. Zool. Jb., (Suppl.) **8**: 195-298, Taf. 6-8.

——, 1902-1925. Klasse Chilopoda. In: Bronn's Kl. Ordn. Tierreichs, **5**: (II,1): i-vii, 1-725, Taf. I-XXX.

VOGT, C. & É. YUNG, 1894. Traité d'anatomie comparée pratique, **2**: i-xi, 1-989 (C. Reinwald, Paris).

WILLEM, V., 1897. Les glandes filières (coxales) des Lithobies. Annls. Soc. ent. Belg., **41**: 87-89.